植 物 分 类 学 报 33(2):144—160(1995)
Acta Phytotaxonomica Sinica

嵩草属地理分布的研究*

张树仁　梁松筠　戴伦凯
(中国科学院植物研究所，北京 100093)

A STUDY ON THE GEOGRAPHIC DISTRIBUTION OF THE GENUS *KOBRESIA* WILLD.

Zhang Shu-ren　Liang Song-yun　Dai Lun-kai
(*Institute of Botany, Chinese Academy of Sciences*, Beijing 100093)

Abstract The genus *Kobresia* Willd., including four sections with 64 species and 5 varieties, belongs to the tribe Cariceae in the family Cyperaceae. The tribe is the most advanced group in Cyperaceae, while the genus is primitive in the tribe. *Kobresia* is distributed in the temperate to frigid zones of the Northern Hemisphere. All species and varieties, except *K. macrocarpa*, are found in Asia. They are mainly distributed in the Himalayas and Hengduan Mountains. The genus is especially adapted to frigid habitats, and exists in alpine environments and high latitudes. According to the floristic regionization of Takhtajan (1986), *Kobresia* is distributed in four regions of the Holarctic Kingdom and one region of the Paleotropical Kingdom. (1) The Circumboreal Region: six species, 8.70% of the total taxa of *Kobresia*. These species have wide distributions, and two of them, *K. bellardii* and *K. caricina*, can be seen almost in the whole range of the genus. (2) The Eastern Asiatic Region: fifty-one taxa, 73.91% of the total taxa, and twenty-two endemic species. This region is divided into the Sino-Himalayan Forest Subkingdom and Sino-Japanese Forest Subkingdom by Wu (1979). Forty-one taxa occur in the former, and twelve of them are endemic. Only eight taxa occur in the latter. (3) The Rocky Mountain Region: three species, 4.35% of the total taxa, and one endemic species. (4) Irano-Turanian Region: thirty-nine species, 56.52% of the total taxa of *Kobresia*, and six endemic species. According to the scheme of the Chinese floristic division established by Wu, thirty-six taxa exist in the Qinghai-Xizang Plateau Subkingdom, with five endemic. (5) Malesian Region: one species, *Ko-*

* 国家自然科学基金资助项目。
本文承应俊生、周兴民教授提出宝贵意见，特此致谢。
1994-03-26 收稿。

bresia kobresioidea (Kükenth.) Kern, which is primitive in the genus and endemic to the northern mountains in Summatra. In Asia, more than 90% of the total taxa of *Kobresia*, are found in the Himalayas and Hengduan Mountains. These taxa include the most primitive to the most advanced ones in the genus. The area is not only the center of density, but also the center of diversity of *Kobresia*, thus it is the center of the distribution of the genus. *Kobresia* is closely related to the genus *Schoenoxiphium*, which is confined to Madagascar and southeastern Africa. They might have had a common ancestor in the Gondwanaland. With drifting of the India Plate, the ancestor of *Kobresia* was brought to Eurasia, and differentiated in the Himalayas and Hengduan Mountains where India met Eurasia. The Indian land mass connected Asia in the early Tertiary, and *Kobresia* probably began to originate in the same time in the Himalayas. The genus reached its greatest speciation with the lifting of the Himalayas, and dispersed along the mountains in the Northern Hemisphere to Europe and Siberia. From Europe, it arrived at Greenland and eastern Canada. From Siberia, it reached Alaska through the Bering strait, and came down along the Rocky Mountains to Colorado.
Key words　*Kobresia*; geographical distribution; origin; dispersal

摘要　嵩草属 *Kobresia* Willd. 隶属于莎草科，全世界有 64 种 5 变种，中国有 49 种 4 变种，属下分为 4 个组。该属主要分布于北半球温带至寒带，亚洲种类最多，主要集中分布于喜马拉雅山地区和横断山地区。上述两地共有总数的 90%以上的种类。因此，喜马拉雅-横断山地区为嵩草属的分布中心。与嵩草属最近缘的属 *Schoenoxiphium* 只分布在马达加斯加和非洲东南部山地。两个属可能有共同的祖先，发生于冈瓦纳古陆。随着印度板块与非洲大陆分离并向北方漂移，嵩草属的祖先被带到欧亚大陆，在两个板块相遇处——喜马拉雅-横断山地区产生了现在的嵩草属。其后，喜马拉雅山脉进一步抬升，气候与环境发生巨变，嵩草属也进一步分化形成现在的规模。印度板块在早第三纪与欧亚大陆相连接，嵩草属可能就是此时起源于喜马拉雅山地区，并开始分化，且沿北半球的山系向北扩散到欧洲和西伯利亚，又从欧洲到格陵兰再到加拿大东部，从西伯利亚通过白令海峡到阿拉斯加并沿落基山脉南下达到美国的科罗拉多，形成了嵩草属现今的分布格局。

关键词　嵩草属；地理分布；起源；散布

嵩草属 *Kobresia* Willd. 隶属于莎草科 Cyperaceae，全世界共有该属植物 64 种 5 变种。嵩草属植物为多年生草本，根状茎短，密集丛生，稀匍匐状；秆三棱形，基部常常包裹在枯死的叶鞘内；叶基生，稀茎生，扁平，内卷或为丝状；支小穗具 1 至数朵花，两性或单性，由支小穗组成小穗，再由小穗组成花序，花序从复杂的圆锥花序到小穗单一顶生，雌雄同株或异株，雌花具一雌蕊，有时基部具有 1 枚退化小穗轴，并由分离、部分合生或完全合生成囊状的先出叶所包裹，生于 1 枚鳞片腋内，雄花有 3 枚雄蕊，生于 1 枚鳞片腋内；小坚果大多具三棱，稀平凸状；柱头 3 稀 2。嵩草属主要分布于北半球的温带至寒带，绝大多数种类集中于喜马拉雅山地区和横断山区，只有少数分布到中国北方、朝鲜半岛、日本、蒙古、西伯利亚地区、欧洲和北美，只有一种产于苏门达腊岛北部山地。嵩草属植物特别适应于高寒地区的各类生境，生活在高山和高纬度地区，在平原和低地未见其踪迹。

莎草科世界广布，种类较多。目前关于该科的植物地理学资料非常有限，而且关于它

的起源和进化等问题仍然悬而未决。嵩草属隶属于该科最大的苔草族,为该族中较原始的类型,对其地理分布、起源和分化进行研究,将增进我们对苔草族,进而对莎草科系统演化的了解。但国内外对嵩草属的植物地理研究还不多见。嵩草属植物约有80%分布在中国,这为我们研究其地理分布提供了便利条件。本文将依据植物系统演化的观点和大陆漂移的理论,综合分析嵩草属植物对气候和生境的适应性,研究该属的现代分布格局,确定其分布区中心,探讨其可能的起源地和起源时间、散布的途径及现代分布格局形成的原因,为揭示中国植物区系的起源和发展提供参考资料。

1 嵩草属的系统位置

嵩草属 *Kobresia* Willd.、苔草属 *Carex* Linn.、*Uncinia* Pers. 和 *Schoenoxiphium* Nees 组成了莎草科中的苔草亚科 Caricoideae。在莎草科中,一般认为花序的演化趋势是由复杂的圆锥花序到简单的穗状花序,花是由两性到单性到仅剩雌蕊或雄蕊,由雌雄同株到异株,这也是植物演化的一般规律(Stebbins, 1973)。苔草族的4个属花单性,无花被片,雌花仅为1枚雌蕊,雄花仅为3枚雄蕊,而且具有由先出叶特化成的果囊,被认为是莎草科中最进化的类群。在苔草族中,通常由1朵雌花和几朵雄花或仅由1朵雌花组成极为特化的小穗(Snell, 1936),本文中为了名词的一致,称之为支小穗;支小穗生于1枚鳞片腋内,基部生有1枚先出叶;支小穗轴不同程度退化至完全消失,本文中称为退化小穗轴;支小穗又排列成一个穗状结构,通常称为小穗,数目不等的小穗构成完整的花序。

苔草族花序各部分形态性状的演化趋势也同科的一致,归纳如下:(1)复杂的圆锥花序→简单的穗状花序;(2)多数小穗→仅为1枚顶生小穗;(3)组成小穗的支小穗多花、两性→单花、单性;(4)先出叶分离→完全愈合成囊状;(5)退化小穗轴存在→消失;(6)雌雄同株→雌雄异株;(7)柱头3→柱头2。

苔草族的4个属外部形态特征的区别存在着交叉的现象,说明它们之间的亲缘关系很密切,可能起源于共同的祖先。4个属主要的形态特征区别如下:

嵩草属 圆锥花序、穗状花序或小穗单一顶生;小穗多为两性;支小穗两性或单性,具1至几朵花;先出叶一般仅基部合生或部分合生,极少为囊状;退化小穗轴存在,多不明显,通常为圆柱形,具1—2条脉,有时其上着生1至数枚雄花。

苔草属 多为总状或穗状花序,少圆锥花序或小穗单一顶生,小穗两性或单性;支小穗单性,只具1朵花;先出叶完全合生成囊状;只有极少种类具退化小穗轴。

Schoenoxiphium 圆锥花序,稀穗状花序;支小穗通常两性;先出叶分离或部分合生,极少为囊状;退化小穗轴存在,通常伸出先出叶之外,较大型,扁平,具多条脉,其上着生数枚雄花。

Uncinia 小穗单一顶生;支小穗单性;先出叶完全愈合成囊状;退化小穗轴存在,伸出果囊之外,先端弯曲成钩状。

其中嵩草属与 *Schoenoxiphium* 较难区分,但这两个属地理分布不同,嵩草属分布于北半球温带至寒带;而 *Schoenoxiphium* 分布区狭小,局限于马达加斯加岛至非洲大陆的东南部山地(Timonen,1989; Kern,1958; Kükenthal, 1909)。另外两个属也有它们自己的分布区,苔草属广布全世界;Uncinia 主要分布于新几内亚岛、澳大利亚、新西兰、墨西哥至

南美温带。

在苔草族中嵩草属和 *Schoenoxiphium* 保留了较多的原始性状，如：圆锥花序，先出叶不完全合生，支小穗两性，多数种类具数朵花，退化小穗轴存在等，是较原始的类群。苔草属的花序一般为总状或穗状，少数为圆锥花序，其支小穗极为特化，单性，具 1 朵花，是由雌蕊和包被其外的果囊组成的简单结构，退化小穗轴大多完全不发育；该属种类繁多，世界广布，具有很强的适应性，是苔草族中最进化的类群。*Uncinia* 具有单一顶生的穗状花序，支小穗单性，具 1 朵花，先出叶合生成囊状，是比较进化的性状，但退化小穗轴存在，而且呈钩状，又保留了一部分原始性状；因此在系统发育上是较嵩草属和 *Schoenoxiphium* 进步而较苔草属原始的另一分支。

2　嵩草属属下分类及演化关系

2.1　嵩草属属下分类

Kükenthal (1909) 在他的苔草亚科专著中，将嵩草属分为 4 个组，得到其后分类学家的普遍赞同，4 个组简要的区别如下：

1. 小穗单一顶生，柱头 3，稀 2
    2. 支小穗雄雌顺序，雌花上方通常有 1－4 朵雄花 …………………… 1. **穗状嵩草组 Sect. Elyna**
    2. 花序常雌雄异株，雌雄同株时侧生支小穗只有一朵雌花，顶生支小穗为 雄性 ………………………………………………………………………… 2. **异穗嵩草组 Sect. Hemicarex**
1. 多数小穗组成穗状或圆锥状花序，支小穗常雄雌顺序和单性同时存在
    3. 植株密丛生，具短木质根状茎，一般柱头 3 ………………………… 3. **嵩草组 Sect. Kobresia**
    3. 植株散生，具细长的匍匐状根状茎，柱头 2 ……………… 4. **大花嵩草组 Sect. Pseudokobresia**

笔者通过对我国大量的嵩草属植物标本的观察，认为 Kükenthal 的分类比较自然。

大花嵩草组最初是由 Clarke (1894) 建立的单种组，只有一种大花嵩草 *K. macrantha* Boeck.。Ivanova (1939) 根据大花嵩草具有细长的匍匐根状茎等性状近似扁穗草属 *Blysmus* Panz. 而有别于嵩草属的其它类群，故将其独立成一新属，命名为扁穗苔属 *Blysmocarex* Ivan.，但这个属一直未被采纳。杨永昌(1982)应用经典分类学和数量分类学方法把它与有关类群进行比较研究后，支持 Ivanova 的观点，认为应该将其独立为扁穗苔属，并发表了一个新种 *Blysmocarex nudicarpa* Y. C. Yang。他认为大花嵩草组小坚果双凸状，具果梗，柱头 2，具细长的匍匐状根状茎，与另外几个组差异显著，且缺少过渡类型，这些性状差别是质的不同。本文作者在观察了大量的嵩草属植物标本后，发现上述性状并不是大花嵩草组所独有，而且大花嵩草的花序、小穗和支小穗的结构也都无异于嵩草属的其它组。我们还发现大花嵩草有的植株上同时存在柱头 3 和柱头 2 的情况，恰好说明了由嵩草组的柱头 3 向大花嵩草组的柱头 2 的过渡。因此，本文中仍把它作为嵩草属下的一个组来处理。

此外，关于 *Carex microglochin* Wahlenb. 和 *Carex parva* Nees 这两个种的归属一直有争议。C. B. Clarke 依据 *Carex microglochin* 具有伸出果囊之外的退化小穗轴，将其归于 *Uncinia* 中；杨永昌(1987) 把上述二种划归嵩草属中，定名为 *Kobresia microglochin* (Wahlenb.) Wang et Tang ex Y. C. Yang 和 *K. parva* (Nees) Wang et Tang ex Y. C.

Yang 。但是,Ohba *et al*. (1991)经野外观察和研究又将这二种重新归入苔草属中。*Carex microglochin* 和 *Carex parva* 外部形态极为相似,都为多年生草本;小穗单一顶生,雄雌顺序;支小穗具1花;先出叶囊状,长披针形,成熟时反折;具退化小穗轴。前者果囊较大,退化小穗轴较长,伸出果囊之外不同于后者。因 *Carex microglochin* 的退化小穗轴一般直立或稍弯,并不为钩状,归入 *Uncinia* 中不尽合理。*Ohba* 等人将上述二种划回苔草属的主要依据是其先出叶完全合生为囊状与嵩草属不同。本文作者同意 *Ohba* 的观点,认为它不但先出叶完全合生成囊状,支小穗单性,单花并组成单一顶生的小穗,这些性状都更近似苔草属。另外,还有一个与其极为相似的近缘种 *Carex pauciflora* Light.,不同点只是无退化小穗轴,不宜归入嵩草属。Kükenthal (1909) 将 *C. microglochin*, *C. pauciflora* 和 *C. parva* 处理在苔草属中的同一个亚组 Subsect. Pauciflorae 是有道理的。

2.2 嵩草属各组之间的系统演化关系

嵩草属植物各部分形态性状的演化趋势同上文总结苔草族的一致。嵩草组具有复杂的圆锥花序,支小穗两性,柱头3,是属内最原始的类群;大花嵩草组具有圆锥花序,支小穗两性,而与嵩草组近缘,但因其柱头2,是从其中分化出的一个分支,应比嵩草组进化;同时嵩草组通过花序结构和支小穗的简化,分化出花序穗状,支小穗两性,柱头3稀2的穗状嵩草组;异穗嵩草组的花序和支小穗则进一步简化,支小穗单性,雌雄异株或同株,是嵩草属中最进化的类群。

3 嵩草属的地理分布

嵩草属分布于北半球的温带至寒带,为北温带分布的属(吴征镒,1991)。其分布区的南缘从喜马拉雅山南麓到我国横断山的南端。另外,还有一种 *Kobresia kobresioidea* (Kükenth.) Kern 见于苏门达腊岛北部,为嵩草属分布最南端的植物。而嵩草 *K. bellardii* (All.) Degl. 和 苔状嵩草 *K. caricina* Willd. 最北可生长在北极圈内近北纬 80°左右的斯匹次卑尔根群岛、埃尔斯米尔群岛和格陵兰岛北部(图1)。嵩草属植物一般常见于海拔 2000—5000 m,但 高山嵩草 *K. pygmaea* C. B. Clarke 在尼泊尔最低可生于海拔 1100 m,而线状嵩草 *K. duthiei* C. B. Clarke 则可生活在海拔 5700 m 的高度(Koyama,1978)。

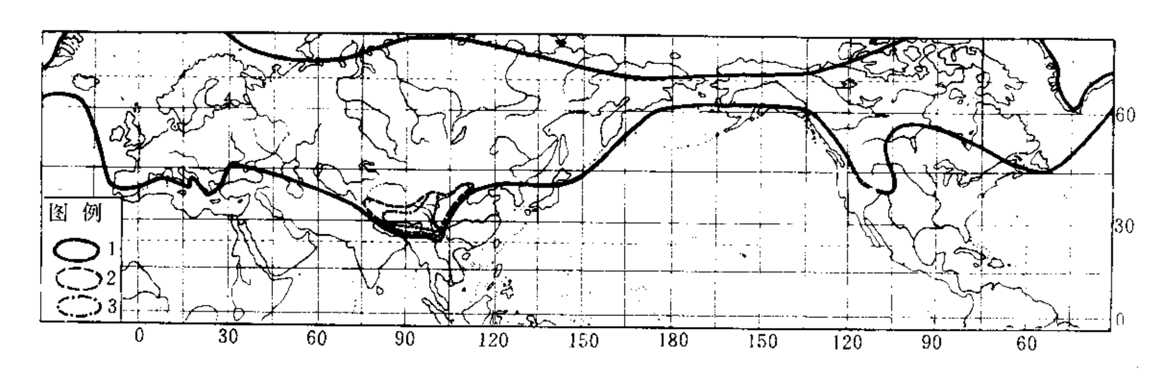


图1 嵩草属植物的分布 1. 嵩草属的分布区即嵩草组和穗状嵩草组的分布区;2. 异穗嵩草组的分布区;3. 大花嵩草组的分布区。

Fig. 1 The Distribution of the Genus *Kobresia* 1. Distribution of the Genus (e. g. Distribution of Sect. Kobresia and Sect. Elyna); 2. Distribution of Sect. Hemicarex; 3. Distribution of Sect. Pseudokobresia.

嵩草属植物在我国集中分布在青藏高原，西北地区有一些种类，华北和东北种类很少，华中、华东和华南则没有分布。

嵩草属植物多为高寒植被的建群种或优势种。如高山嵩草 *K. pygmaea* C. B. Clarke 为典型的旱中生植物，是高寒草原化草甸的建群种，主要分布在青藏高原海拔 3200－5600m 的山地阳坡、浑圆低丘和河流高阶地。嵩草 *K. bellardii* (All.) Degl.、线叶嵩草 *K. capillifolia* (Decne.) C. B. Clarke、细叶嵩草 *K. filifolia* (Turcz.) C. B. Clarke、矮生嵩草 *K. humilis* (C. A. Mey.) Serg.、大花嵩草 *K. macrantha* Boeck.、粗壮嵩草 *K. robusta* Maxim.、喜马拉雅嵩草 *K. royleana* (Nees) Boeck. 和四川嵩草 *K. setchwanensis* Hand.-Mazz. 等属中生植物，它们一般分布在土壤水分适中的滩地、湖盆、山地阳坡和阴坡，形成典型草甸；特别是矮生嵩草和四川嵩草等在海拔较低的山地下部，一般与珠芽蓼 *Polygonum viviparum* 等共同形成亚高山草甸，而在海拔较高的山地则与圆穗蓼 *P. sphaerostachyum* 为共优势种形成高寒草甸。而西藏嵩草 *K. schoenoides* (C. A. Mey.) Steud.、甘肃嵩草 *K. kansuensis* Kükenth. 和藏北嵩草 *K. litledalei* C. B. Clarke 等为湿中生植物，是高寒沼泽草甸的建群种；主要分布在青藏高原的湖盆、河流低阶地、山间盆地以及山地哑口潜水溢出带。上述主要由嵩草属植物形成的高寒植被在我国一般分布在西藏、云南西北部、四川西部和西北部、青海的东部、甘肃南部、新疆的天山和阿尔泰山。

嵩草组主要分布于喜马拉雅山南麓和横断山的森林带中半湿润处。穗状嵩草组主要分布于青藏高原和喜马拉雅亚山区亚高山和高山灌丛草甸带，中亚和高加索也有一部分。上述两组因各有一广布种苔状嵩草 *K. caricina* Willd. 和嵩草 *K. bellardii* (All.) Degl.，分布区与嵩草属总的分布基本相同。异穗嵩草组主要分布在青藏高原和喜马拉雅山高山灌丛草甸和高山草甸带，横断山也较常见，少数分布至中亚高山和我国北部(图 1)。大花嵩草组主要分布在青藏高原和喜马拉雅山的高山草甸带，也见于四川西部和甘肃(图 1)。

4　嵩草属植物的分布区类型

4.1　嵩草属植物在世界各植物区系分区中的种数和特有种数的比较

按照塔赫他间(1988)世界植物区系分区，嵩草属植物分布在泛北极植物域(Holarctic Kingdom)的环北方区、东亚区、落基山区和伊朗-吐兰区以及古热带植物域(Paleotropical Kingdom)的马来西亚区(表 1)。

4.1.1　环北方区　该区面积最大，但嵩草属植物种类却很少，只有 6 种：嵩草 *K. bellardii* (All.) Degl.、苔状嵩草 *K. caricina* Willd.、线叶嵩草 *K. filifolia* (Turcz.) C. B. Clarke、波斯嵩草 *K. persica* Kükenth. et Bornm.、西藏嵩草 *K. schoenoides* (C. A. Mey.) C. B. Clarke 和窄果嵩草 *K. stenocarpa* (Kar. et Kir.) Steud.，其中波斯嵩草和窄果嵩草主要分布在伊朗-吐兰区，延伸至环北方区的边缘。另外 4 个种分布较广，尤其是嵩草和苔状嵩草几乎占据了嵩草属的整个分布区。该区分布的嵩草属植物占世界总种数的 8.70%，比例很小，没有特有种。

4.1.2　东亚区　该区嵩草属植物最多，有 51 种，占世界总种数的 73.91%。该区特有种和变种有：细弱嵩草 *K. angusta* C. B. Clarke，川滇嵩草 *K. cercostachys* (Franch.) C. B. Clarke 及其变种细穗嵩草 var. *capillaceae* P. C. Li，*K. curticeps* (C. B. Clarke)

Kükenth. 及其变种吉隆嵩草 var. *gyrongensis* Y. C. Yang，弧形嵩草 *K. curvata* Kükenth.，*K. curvirostris* C. B. Clarke，*K. esbirajbhandarii* Rajb. et Ohba，镰叶嵩草 *K. falcata* Wang et Tang ex P. C. Li，*K. filicina* C. B. Clarke，*K. gandakiensis* Rojb. et Ohba，*K. harae* Rajb. et Ohba，膨囊嵩草 *K. inflata* P. C. Li，*K. kanaii* Rajb. et Ohba，湖滨嵩草 *K. lacustris* P. C. Li，鳞被嵩草 *K. lepidochlamys* Wang et Tang ex P. C. Li，黑麦嵩草 *K. loliaceae* Wang et Tang ex P. C. Li，长芒嵩草 *K. longearistita* P. C. Li，*K. mallae* Rajb. et Ohba，岷山嵩草 *K. minshanica* Y. C. Yang，松林嵩草 *K. pinetorum* Wang et Tang ex P. C. Li，*K. pygmaea* C. B. Clarke var. *filiculmis* Kükenth.，*K. royleana* (Nees) Boeck. var. *himalaica* Rajb. et Ohba，*K. sikkimensis* Kükenth.，*K. williamsii* T. Koyama 和亚东嵩草 *K. yadongensis* Y. C. Yang 等 22 种 4 变种，特有现象非常突出。

在东亚区中嵩草属植物主要分布在其西南部的喜马拉雅山中部和东部以及横断山地区，有 45 种 4 变种，而 22 个特有种也都分布在上述地区，其余广大的地区则只有 4 个较广布的种。

表 1 嵩草属植物在世界各植物区系分区中的分布
Table 1 The Distribution of *Kobresia* in the Floristic Regions of the World

组 Sections	环北方区 Circumboreal Region	东亚区 Eastern Asiatic Region	落基山区 Rocky Mountain Region	伊朗-吐兰区 Irano-Turanian Region	马来西亚区 Malesian Region
异穗嵩草组 Sect. Hemicarex		19	1	11	
穗状嵩草组 Sect. Elyna	4	17	1	18	
嵩草组 Sect. Kobresia	2	13	1	8	1
大花嵩草组 Sect. Pseudokobresia		2		2	
总种数 Total taxa	6	51	3	39	1
特有种数 Endemic taxa		22	1	9	1

4.1.3 落基山地区 该区嵩草属植物仅 3 种：嵩草 *K. bellardii* (All.) Degl.，*K. macrocarpa* Clokey 和苔状嵩草 *K. caricina* Willd. 占总数的 4.35%，比例很小，其中 *K. macrocarpa* 为美国科罗拉多州的落基山所特有，另外两种为广布种。

4.1.4 伊朗-吐兰区 这也是嵩草属植物较丰富的一个区，有 39 种，占总种数的 56.52%，仅次于东亚区。嵩草属植物在该区主要分布在其东南一隅，从帕米尔高原到尼泊尔西部以及我国青藏高原大部，与东亚地区的喜马拉雅山东部和横断山地区连成一片。该区特有种有：二蕊嵩草 *K. bistaminata* W. Z. Di et M. J. Zhong、普兰嵩草 *K. burangensis* Y. C. Yang、大青山嵩草 *K. daqingshanica* X. Y. Mao、*K. fissiglumis* C. B. Clarke、贺兰山嵩草 *K. helanshanica* W. Z. Di et M. J. Zhong、门源嵩草 *K. menyuanica* Y. C. Yang、*K. nitens* C. B. Clarke、夏河嵩草 *K. squmaeformis* Y. C. Yang 和玉树嵩草 *K.*

yushuensis Y. C. Yang 等 9 种。其中 *K. nitens* C. B. Clarke 和 *K. fissiglumis* C. B. Clarke 为西喜马拉雅山地区特有。

4.1.5　马来西亚区　只有一种，*K. kobresioidea* (Kükenth.) Kern，为苏门达腊岛北部山地所特有。

4.2　嵩草属植物在中国各植物区系分区中的种数和特有种数的比较

按照吴征镒(1979)的中国植物区系分区，嵩草属植物在中国分布于泛北极植物区的6个植物亚区(表2)。

表 2　嵩草属植物在中国各植物区系分区中的分布

Table 2　The Distribution of *Kobresia* in the Floristic Regions of China

亚区 Subkingdom (Subk.)	地区 Region (R.)	异穗嵩草组 Sect. Hemicarex	穗状嵩草组 Sect. Elyna	嵩草组 Sect. Kobresia	大花嵩草组 Sect. Pseudokobresia	总种数 Total taxa	特有种数 Endemic taxa
欧亚森林植物亚区 Eurasia Forest Subk.	阿尔泰地区 Altai R.		2			2	
	大兴安岭地区 Great Hsingan R.		1			1	
	天山地区 Tian Shan R.		5	1		6	
亚洲荒漠植物亚区 Asiatic Desert Subk.	中亚西部地区 West Central Asia R.		1			1	2
	中亚东部地区 East Central Asia R.	2	4	2	1	9	
欧亚草原植物亚区 Eurasia Steppe Subk.	蒙古草原地区 Mongolian Steppe R.		3			3	1
青藏高原植物亚区 Qinghai-Xizang Plateau Subk.	唐古特地区 Tangut R.	4	10	4	2	20	5
	帕米尔昆仑西藏地区 Pamir Kunlun Xizang R.	9	10	6	1	26	
	西喜马拉雅地区 West Himalayan R.	2	6	4	1	13	
中国-日本森林植物亚区 Sino-Japanese Forest Subk.	东北地区 Northeast China R.		1			1	
	华北地区 North China R.	3	4	1		8	
中国-喜马拉雅森林植物亚区 Sino-Himalayan Forest Subk.	云南高原地区 Yunnan Plateau R.		1	2		3	12
	横断山脉地区 Hengduan Shan R.	14	14	6	2	36	
	东喜马拉雅地区 East Himalayan R.	10	7	5	1	22	

4.2.1　欧亚森林植物亚区　该亚区只有6种嵩草属植物，占我国嵩草属植物总种数的11.32%，比例很小。(a) **阿尔泰地区**　仅分布有穗状嵩草组的两种：广布种嵩草 *K. bellardii* (All.) Degl. 和分布较广泛的西藏嵩草 *K. schoenoides* (C. A. Mey.) Steud.。(b) **大兴安岭地区**　只有广布种嵩草。(c) **天山地区**　穗状嵩草组5种(嵩草 *K. bellardii* (All.) Degl.、线叶嵩草 *K. capillifolia* (Decne.) C. B. Clarke、细叶嵩草 *K. filifolia* (Turcz.) C. B. Clarke、矮生嵩草 *K. humilis* (C. A. Mey.) Serg. 和西藏嵩草 *K. schoenoides* (C. A. Mey.) Steud.)及嵩草组1种：(窄果嵩草 *K. stenocarpa* (Kar. et

Kir.) Steud.)，均为分布较广的种。

4.2.2 亚洲荒漠植物亚区 有嵩草属植物9种，占我国总种数的16.98%，比例不大。该亚区的西部，即新疆塔里木盆地和青海柴达木盆地，仅有嵩草 *K. bellardii* (All.) Degl.。该亚区东部，包括甘肃北部、宁夏、内蒙古西部，共有9种：嵩草、二蕊嵩草*K. bistaminata* W. Z. Di et M. J. Zhong、贺兰山嵩草 *K. belanshanica* W. Z. Di et M. J. Zhong、细叶嵩草 *K. filifolia* (Turcz.) C. B. Clarke、禾叶嵩草 *K. graminifolia* C. B. Clarke、甘肃嵩草 *K. kansuensis* Kükenth.、大花嵩草 *K. macrantha* Boeck.、高山嵩草 *K. pygmaea* C. B. Clarke 和粗壮嵩草 *K. robusta* Maxim.。

4.2.3 欧亚草原植物亚区 包括蒙古草原地区和东北平原地区，但只有蒙古草原地区分布有：嵩草 *K. bellardii* (All.) Degl.、大青山嵩草 *K. daqingshanica* X. Y. Mao、线叶嵩草 *K. filifolia* (Turcz.) C. B. Clarke，都属穗状嵩草组，共3种，仅占总种数的5.66%，比例最小。东北平原地区未发现嵩草属植物。

4.2.4 青藏高原植物亚区 这个亚区嵩草属植物分布比较集中，有36种，占67.92%，比例较大，而且还有5个特有种。(a) **唐古特地区** 异穗嵩草组4种(禾叶嵩草 *K. graminifolia* C. B. Clarke、短轴嵩草 *K. prattii* C. B. Clarke、高山嵩草 *K. pygmaea* C. B. Clarke 和夏河嵩草 *K. squmaeformis* Y. C. Yang)，穗状嵩草组9种1变种(嵩草 *K. bellardii* (All.) Degl.、线叶嵩草 *K. capillifolia* (Decne.) C. B. Clarke、截形嵩草 *K. cuneata* Kükenth.、细叶嵩草 *K. filifolia* (Turcz.) C. B. Clarke 及其变种 var. *macrophylla* Y. C. Yang、矮生嵩草 *K. humilis* (C. A. Mey.) Serg.、藏北嵩草 *K. littledalei* C. B. Clarke、粗壮嵩草 *K. robusta* Maxim.、四川嵩草 *K. setchwanensis* Hand.-Mazz. 和西藏嵩草 *K. schoenoides* (C. A. Mey.) Steud.)，嵩草组4种(甘肃嵩草 *K. kansuensis* Kükenth.、门源嵩草 *K. menyuanica* Y. C. Yang、喜马拉雅嵩草 *K. royleana* (Nees) Boeck.、窄果嵩草 *K. stenocarpa* (Kar. et Kir.) Steud.)，大花嵩草组2种(大花嵩草 *K. macrantha* Boeck. 和裸果嵩草 *K. nudicarpa* (Y. C. Yang) S. R. Zhang)，共有19种1变种。(b) **帕米尔、昆仑、西藏地区** 异穗嵩草组9种(细弱嵩草 *K. angusta* C. B. Clarke、尼泊尔嵩草 *K. nepalensis* (Nees) Kükenth.、日喀则嵩草 *K. prainii* Kükenth.、短轴嵩草 *K. prattii* C. B. Clarke、高山嵩草 *K. pygmaea* C. B. Clarke 及其变种 var. *filiculmis* Kükenth.、*K. seticulmis* Boeck.、芒鳞嵩草 *K. trinervis* Boeck. 和亚东嵩草 *K. yadongensis* Y. C. Yang)，穗状嵩草组10种(嵩草 *K. bellardii* (All.) Degl.、线叶嵩草 *K. capillifolia* (Decne.) C. B. Clarke、截形嵩草 *K. cuneata* Kükenth.、藏西嵩草 *K. deasyi* C. B. Clarke、矮生嵩草 *K. humilis* (C. A. Mey.) Serg.、藏北嵩草 *K. littledalei* C. B. Clarke、波斯嵩草 *K. persica* Kükenth. et Bornm.、粗壮嵩草 *K. robusta* Maxim.、西藏嵩草 *K. schoenoides* (C. A. Mey.) Steud. 和四川嵩草 *K. setchwanensis* Hand.-Mazz.)，嵩草组6种(弧形嵩草 *K. curvata* Kükenth.、囊状嵩草 *K. fragilis* C. B. Clarke、喜马拉雅嵩草 *K. royleana* (Nees) Boeck.、苔状嵩草 *K. caricina* Willd.、窄果嵩草 *K. stenocarpa* (Kar. et Kir.) Steud. 和钩状嵩草 *K. uncinoides* (Boott) C. B. Clarke)，大花嵩草组1种(大花嵩草 *K. macrantha* Boeck.)。这一地区在青藏高原亚区中嵩草属植物分布最集中，共有26种，而其中绝大部分又都分布在藏南的雅鲁藏布江河谷和喜马拉雅山脉，说明这一区域在

嵩草属植物的地理分布研究中有着重要的意义。(c) **西喜马拉雅地区**　这个地区在我国仅包括喜马拉雅山西部很小的区域，共有 13 种。异穗嵩草组有 2 种(日喀则嵩草 *K. prainii* Kükenth. 和高山嵩草 *K. pygmaea* C. B. Clarke)，穗状嵩草组有 6 种(藏西嵩草 *K. deasyi* C. B. Clarke、藏北嵩草 *K. littledalei* C. B. Clarke、波斯嵩草 *K. persica* Kükenth. et Bornm.、普兰嵩草 *K. bulangensisn* Y. C. Yang、粗壮嵩草 *K. robusta* Maxim. 和四川嵩草 *K. setchwanensis* Hand.-Mazz.)，嵩草组有 4 种(疏穗嵩草 *K. laxa* Nees、喜马拉雅嵩草 *K. royleana* (Nees) Boeck.、苔状嵩草 *K. caricina* Willd. 和钩状嵩草 *K. uncinoides* (Boott) C. B. Clarke)，大花嵩草组只有大花嵩草 *K. macrantha* Boeck.。

4.2.5　中国-日本森林植物亚区　只有东北和华北地区有嵩草属植物分布，其它如华东地区、华中地区、华南地区和滇、黔、桂地区没有分布。东北地区只有嵩草 *K. bellardii* (All.) Degl.，华北地区有嵩草 *K. bellardii* (All.) Degl.、线叶嵩草 *K. capillifolia* (Decne.) C. B. Clarke、细叶嵩草 *K. filifolia* (Turcz.) C. B. Clarke、禾叶嵩草 *K. graminifolia* C. B. Clarke、甘肃嵩草 *K. kansuensis* Kükenth.、短轴嵩草 *K. prattii* C. B. Clarke、高山嵩草 *K. pygmaea* C. B. Clarke 和西藏嵩草 *K. schoenoides* (C. A. Mey.) Steud.，共 8 种，占全中国总种数的 15.09%，比例很小。在华北地区嵩草属植物主要分布在黄土高原亚地区，其东部的华北平原、山地亚地区和辽东、山东半岛亚地区未发现嵩草属植物。

4.2.6　中国-喜马拉雅森林植物亚区　是我国嵩草属植物最集中的一个亚区，其中又以横断山脉地区和东喜马拉雅地区种类最丰富，共有 41 种，占我国总种数的 77.36%，前一地区有 34 种 2 变种，后一地区有 21 种 1 变种，共有 12 个特有种，说明喜马拉雅-横断山地区是研究嵩草属植物地理及其起源的关键地区。(a) **云南高原地区**　有 3 种：截形嵩草 *K. cuneata* Kükenth.、甘肃嵩草 *K. kansuensis* Kükenth. 和钩状嵩草 *K. uncinoides* (Boott) C. B. Clarke，都为从横断山延伸至该地区。(b) **横断山脉地区**　异穗嵩草组 13 种 1 变种(细弱嵩草 *K. angusta* C. B. Clarke、川滇嵩草 *K. cercostachys* (Franch.) C. B. Clarke、镰叶嵩草 *K. falcata* Wang et Tang ex P. C. Li、纤细嵩草 *K. yangii* S. R. Zhang、禾叶嵩草 *K. graminifolia* C. B. Clarke、膨囊嵩草 *K. inflata* P. C. Li、长芒嵩草 *K. longearistita* P. C. Li、尼泊尔嵩草 *K. nepalensis* (Nees) Kükenth.、日喀则嵩草 *K. prainii* Kükenth.、短轴嵩草 *K. prattii* C. B. Clarke、高山嵩草 *K. pygmaea* C. B. Clarke 及其变种 var. *filiculmis* Kükenth.、*K. seticulmis* Boeck.、芒鳞嵩草 *K. trinervis* Boeck.)，穗状嵩草组 13 种 1 变种(嵩草 *K. bellardii* (All.) Degl.、线叶嵩草 *K. capillifolia* (Decne.) C. B. Clarke、截形嵩草 *K. cuneata* Kükenth.、*K. filicina* C. B. Clarke、祁连嵩草 *K. filifolia* (Turcz.) C. B. Clarke var. *macroprophylla* Y. C. Yang、矮生嵩草 *K. humilis* (C. A. Mey.) Serg.、湖滨嵩草 *K. lacustris* P. C. Li、鳞被嵩草 *K. lepidochlamys* Wang et Tang ex P. C. Li、藏北嵩草 *K. littledalei* C. B. Clarke、玛曲嵩草 *K. maquensis* Y. C. yang、松林嵩草 *K. pinetorum* Wang et Tang ex P. C. Li、西藏嵩草 *K. schoenoides* (C. A. Mey.) Steud.、四川嵩草 *K. setchwanensis* Hand.-Mazz. 和玉树嵩草 *K. yushuensis* Y. C. Yang)，嵩草组 6 种(囊状嵩草 *K. fragilis* C. B. Clarke、甘肃嵩草 *K. kansuensis* Kükenth.、黑麦嵩草 *K. loliaceae* Wang et Tang ex P. C. Li、岷山嵩草 *K. minshanica* Y. C. Yang、喜马拉雅嵩草 *K. royleana* (Nees) Boeck. 和钩状嵩草 *K. uncinoides* (Boott) C.

B. Clarke)，大花嵩草组 2 种(大花嵩草 *K. macrantha* Boeck. 和裸果嵩草 *K. nudicarpa* (Y. C. Yang) S. R. Zhang)。(c) **东喜马拉雅地区** 异穗嵩草组 8 种 1 变种(细弱嵩草 *K. angusta* C. B. Clarke、线穗嵩草 *K. cercostachys* (Franch.) C. B. Clarke var. *capillaceae* P. C. Li、膨囊嵩草 *K. inflata* P. C. Li、尼泊尔嵩草 *K. nepalensis* (Nees) Kükenth.、日喀则嵩草 *K. prainii* Kükenth.、短轴嵩草 *K. prattii* C. B. Clarke、高山嵩草 *K. pygmaea* C. B. Clarke、*K. seticulmis* Boeck. 和芒鳞嵩草 *K. trinervis* Boeck.)，穗状嵩草组 7 种(线叶嵩草 *K. capillifolia* (Decne.) C. B. Clarke、截形嵩草 *K. cuneata* Kükenth、线形嵩草 *K. duthiei* C. B. Clarke、*K. filicina* C. B. Clarke、矮生嵩草 *K. humilis* C. A. Mey.、藏北嵩草 *K. littledalei* C. B. Clarke 和四川嵩草 *K. setchwanensis* Hand.-Mazz.)，嵩草组有 5 种(囊状嵩草 *K. fragilis* C. B. Clarke、甘肃嵩草 *K. kansuensis* Kükenth.、疏穗嵩草 *K. laxa* Nees、喜马拉雅嵩草 *K. royleana* (Nees) Boeck. 和钩状嵩草 *K. uncinoides* (Boott) C. B. Clarke)，大花嵩草组只一种大花嵩草 *K. macrantha* Boeck.。

5 讨论

5.1 分布区中心及可能的起源地

对嵩草属植物分布的统计结果表明，喜马拉雅山和横断山种类最多，集中了嵩草属全部 4 个组的大部分种类，占总种数的 90%以上，这一地区是嵩草属植物分布的多度中心。该地区不但分布的嵩草属植物最多，而且种类丰富，包括从原始到进化的各种类型，4 个组均有代表，所以，喜马拉雅-横断山地区也是嵩草属植物的多样化中心。因此，我们认为喜马拉雅-横断山地区为嵩草属植物的分布区中心。

关于嵩草属的起源地目前仍是一个难于解决的问题。因为缺少化石资料，只能根据其现今的分布格局及与其近缘属的关系，并结合地史资料来进行推测。喜马拉雅-横断山地区分布有嵩草属从原始到进化的各类群的代表，而且不乏过渡类型，嵩草属植物在此地分化最为强烈。嵩草属中原始的嵩草组的代表多分布在喜马拉雅山南麓和横断山，而喜马拉雅山南麓尤其丰富，如疏穗嵩草 *Kobresia laxa* Nees 在尼泊尔境内是极常见的一种，而在横断山则未发现。这个种被认为是嵩草属中最原始的类型，与 *Schoenxiphium* 属的植物非常相近(Timonen, 1989, 1985)。疏穗嵩草一般生于海拔 3000 m 左右的森林带，说明嵩草属植物最初很可能起源于海拔并非很高的森林地带，适应于高寒环境的许多种类和一些适应性较广的种类是后来分化发展起来的。现今仍生活于非洲的 *Schoenoxiphium* 属是苔草族中最原始的类群，与嵩草属关系密切，尤其是与原始的嵩草组有许多共同特征。嵩草组的一些种类曾被归并到 *Schoenoxiphium* 中(Ivanova, 1939)，但目前比较一致的意见认为 *Schoenoxiphium* 只局限地分布在非洲大陆的东南部和马达加斯加岛(Timonen, 1989; Kern, 1958)。这两个属可能有共同的祖先，生活于古地中海南岸的冈瓦纳古陆，随着印度板块漂移，被带到北方的欧亚大陆。在印度板块与欧亚大陆相撞，喜马拉雅山逐渐隆起的同时，北半球的环境与气候发生剧变。为了适应变化了的外界条件，嵩草属在喜马拉雅山地区逐渐形成，开始分化，并扩散到与之邻接的横断山，在喜马拉雅-横断山地区充分发展，向北扩散，形成了现在嵩草属分化和分布的现状。

5.2 起源时间

莎草科最早的化石记录为发生于古新世的小坚果，最早的花粉化石发生于始新世中期（Tiffney，1985），因此，莎草科可能起源于晚白垩纪或早第三纪，莎草科和科内许多属的世界性分布也是其起源于晚白垩纪或早第三纪的佐证。莎草科在起源后很快分化出各大主要类群。与嵩草属近缘但较其进化的苔草属广布全世界，被认为起源于早第三纪（Ball，1990），嵩草属的起源应该不晚于早第三纪。上文已讨论到嵩草属是与喜马拉雅山隆起的同时在该地区发展起来的，喜马拉雅山的隆起是印度板块漂移并与欧亚大陆相撞的结果。印度板块是在始新世才与亚洲相连，成为现在的南亚次大陆（徐仁，1982；Raven，1974），因此嵩草属的起源时间至少应该追溯到第三纪早期。

5.3 散布的途径

嵩草属植物在印度板块与欧亚大陆相撞后，扩散到与喜马拉雅山相邻的横断山，在喜马拉雅-横断山地区充分发展，向喜马拉雅山周围地区扩散，并进一步沿着北半球的高地和山系向北方扩散，分布到欧洲和西伯利亚。但是，嵩草属的大多数种类始终局限在尼泊尔、青藏高原和中亚高地；只有极少数适应性较强的种类占领了更广阔的区域。在欧洲只有 2 个广布种：嵩草 *Kobresia bellardii*（All.）Degl. 和苔状嵩草 *K. caricina* Willd.。西伯利亚也只有 4 种：除了与欧亚相同的 2 个广布种外，还有 *K. schoenoides*（C. A. Mey.）Steud. 和 *K. filifolia*（Turcz.）C. B. Clarke。在格陵兰和加拿大东北部有与欧洲相同的 2 个广布种；在阿拉斯加除了上述 2 个广布种外，还有 *K. schoenoides*，而在白令海峡东西伯利亚一侧也有该种，恰好与之相对应。因此，嵩草属植物可能通过两条途径散布到北美，一条是欧洲→格陵兰→加拿大；另一条是西伯利亚→白令海峡→阿拉斯加→落基山（图 2）。阿拉斯加的 3 种中，嵩草 *K. bellardii* 和苔状嵩草 *K. carcina* Willd. 沿落基山南下，最南到达美国的科罗拉多州。北美唯一的特有种 *K. macrocarpa* Clokey 在科罗拉多的中部高山分化形成。嵩草属植物分布到北美应该是较迟的，因为其自身的生理特性，只能生活在高山和高纬度的寒冷地区，所以只存在于加拿大、格陵兰和美国西部的落基山脉。

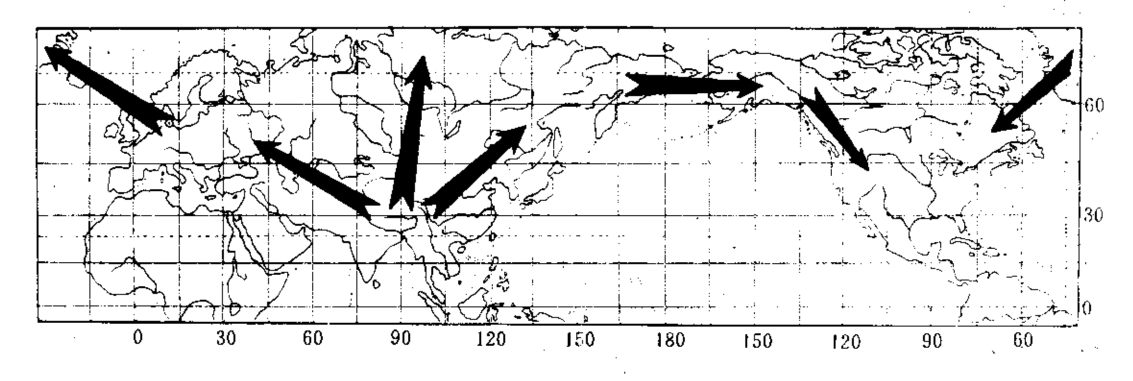


图 2　嵩草属植物散布的途径
Fig. 2　Paths of Dispersal of *Kobresia*

另外，生活于苏门达腊岛北部山地的一种嵩草 *K. kobresioidea*（Kükenth）Kern 形态上近似疏穗嵩草 *K. laxa* Ness，最初是作为 *Schoenoxiphium* 中的种发表的（Kern，1958）。关于这个种是如何分布到苏门达腊岛的，目前仍缺乏足够的证据，可能在嵩草属发生的早期即

已到达那里并生存下来。

5.4 现代分布格局的形成及其原因

嵩草属的发生和发展与喜马拉雅山的隆起密切相关。印度板块的撞击,使欧亚大陆的地质运动复活,各大山脉、高原逐步形成。嵩草属在此时得以发展,占据了低温的高原地区。第三纪晚期至第四纪,喜马拉雅山和青藏高原进一步抬升,影响到北半球的气候,青藏高原的植被由森林演变为草原和荒漠,为嵩草属植物的扩散提供了条件。嵩草属植物成为高寒地区草甸植被的主要成分,占领北半球的高原、高山和极地,形成了现在这样的分布格局。

除了在漫长的地质时期中地质及气候的剧变对该属植物的分布发生作用,植物自身的进化和对各类生态环境的适应也是主要的原因。耐寒性是所有嵩草属植物的共性(周兴民, 1979)。嵩草属植物为多年生草本,一般地下茎部分较发育,多为营地下芽繁殖,因此在短促的夏季中,种子来不及成熟,植物也能照常繁殖,而且秆很短,叶多基生,在其秆基部通常包裹着许多枯死的叶鞘和叶片,保护地下芽渡过严寒季节。该属植物的叶片具有厚的角质层,边缘多向腹面翻卷,有些种类叶片成为丝状或针状,这是适应于高海拔地区低温、大风和强辐射的结果。这些生理特性,使嵩草属植物特别适应于高海拔高纬度地区的恶劣环境条件,得以在北半球的高原山地和极地生存。

6 结论

按照塔赫他间(1988)世界植物区系区划,嵩草属植物分布是属于泛北极植物区的4个地区及古热带植物区的马来西亚区:

6.1 环北方区 6种,占总种数的8.70%,都为较广布的种,无特有种。在我国境内,嵩草属植物分布于吴征镒"中国植物区系分区"中的欧亚森林植物亚区的阿尔泰地区、天山地区和大兴安岭地区。

6.2 东亚区 51种,占总种数的73.91%,而且有22个特有种。在我国境内,有41种集中分布于中国-喜马拉雅森林植物亚区,只有8种分布于中国-日本森林植物亚区;我国的特有种也都分布于前一亚区,而在后一亚区则没有分布。这表明嵩草属种类的分化在中国-喜马拉雅森林植物亚区较强烈。

6.3 落基山区 3种,占总种数的4.35%,其中一种为美国科罗拉多特有,另外两种为广布种。

6.4 伊朗-吐兰区 39种,占总种数的56.52%,其中6种为该区特有。在我国境内嵩草属植物主要分布在青藏高原植物亚区,有36种;亚洲荒漠植物亚区和欧、亚草原植物亚区种类很少。

6.5 马来西亚区 1种,为苏门达腊岛特有,是嵩草属中较原始的类型,可能在该属形成的早期就到达苏门达腊岛,并在其北部山地生存下来。根据嵩草属地理分布的资料,喜马拉雅-横断山地区为其分布区中心。嵩草属与分布于马达加斯加岛和非洲大陆东南部的 *Schoenoxiphium* 属亲缘关系很近,它们共同的祖先可能生活于冈瓦纳古陆。随着印度板块与非洲大陆分离并向北方漂移,这一共同祖先的类群被带到欧亚大陆。印度板块在始新世与欧亚大陆相连,在两个板块相接处形成喜马拉雅山脉。嵩草属可能在此时随着喜马拉雅

山的抬升及环境和气候的变迁而产生，分化发展，同时向北扩散，到达欧洲和西伯利亚；从欧洲又分布到格陵兰和加拿大东部；从西伯利亚通过白令海峡散布到阿拉斯加，并沿落基山脉南下到达美国的科罗拉多，形成了嵩草属现今在世界上的分布格局。

从嵩草属植物地理分布来看，中国-喜马拉雅森林植物亚区种类集中，表明其与中国-日本森林植物亚区的不同，吴征镒关于上述两个亚区的划分是有一定的道理的，也表明中国-喜马拉雅森林植物亚区在中国植物区系中的重要地位。伊朗-吐兰区也为嵩草属植物集中分布的一个地区，而且大部分种类都分布于喜马拉雅山地区，与东亚区的横断山地区连成一片，其中不乏原始的和特有的种类。因此喜马拉雅-横断山地区是嵩草属植物较原始的分布区，为嵩草属植物区系的发源地，表明了喜马拉雅山地区与东亚区的联系。

参 考 文 献

吴征镒. 1979. 论中国植物区系的分区问题. 云南植物研究, **1**(1): 1—20

吴征镒. 1991. 中国种子植物属的分布区类型. 云南植物研究(增刊Ⅳ). 1—139

杨永昌. 1986. 嵩草属. 见：吴征镒主编«西藏植物志». 北京：科学出版社

杨永昌, 黄荣福. 1982. 用数字和形态分类学方法研究扁穗莙属的等级问题. 云南植物研究, **4**(4): 317—327

周兴民. 1979. 青藏高原嵩草属(*Kobresia*)八种植物的形态-生态学特性的初步研究. 植物学报, **21**(2): 136—142

徐仁. 1982. 青藏古植被的演变与青藏高原的隆起. 植物分类学报, **20**(4): 385—391

塔赫他间著, 黄观程译. 1988. 世界植物区系区划. 北京：科学出版社

Ball P W. 1990. Some aspects of the phytogeography of *Carex*. Can J Bot. **68**: 1462—1472

Chater A O. 1980. *Kobresia*. In: Tutin T G, Heywood V H, Burges N A *et al* eds. Flora Europaea. 5. New York: Cambridge University Press, 290—323

Clarke C B. 1894. Cyperaceae. In: Hooker f ed. Fl Brit Ind. **6**: 585—748

Ivanova N A. 1939. The genus *Kobresia* Willd., its morphology and systematics. Bot Zhurnal. **24**: 455—503

Kern J H. 1958. Flora Malesianae precursores ⅩⅩⅠ. Notes on Malysian and some S. E. Asian Cyperaceae. ⅤⅡ. Acta Bot Neerl. **7**: 786—800

Koyama T. 1978. Cyperaceae. In: H. Hara *et al*. eds. An enumeration of the flowering plants of Nepal. **1**: 96—120

Koyama T. 1962. Classification of the family Cyperaceae. Ⅱ Jour Fac Sci Univ Tokyo Sect. Ⅲ. Bot. **8** (4/7): 149—150

Kükenthal G. 1909. Cyperaceae—Caricoideae. In: Engler A ed. Das Pflanzenrich (Ⅳ) 20 (Heft. 38). Leipzig: W. Engelman

Mackenzie K K. 1935. Cyperaceae Cariceae. North Am Flora. **18**: 1—478

Nelmes E. 1952. Facts and speculations on phylogeny in the tribe Cariceae of the Cyperaceae. Kew Bull. **1951**(3): 427—436

Nelmes E. 1951. The genus *Carex* in Malaysiana. Reinwardtia. **1**: 221—450

Ohba H, Rajbhandari K R, Wu S G. 1991. Taxonomic Status of *Carex microglochin* Wahlenb. (Cyperaceae). J Jap Bot. **66**: 172—175

Raven P H, Axelrod D I. 1974. Angiosperm biogeography and past continental movements. Ann Missouri Bot Gard. **61**: 539—673

Snell R S. 1936. Anatomy of the spikelet and flowers of *Carex*, *Kobresia* and *Uncinia*. Bull Torrey Bot Club. **63**: 277—295

Stebbins G L. 1973. Evolutionary trends in the inflorescence of Angiosperms. Flora. Jena. **162**: 501—528

Takhtajan A, 1986. Floristic Regions of the World. Berkeley, Los Angeles, London: University of California Press

Tiffney B H. 1985. Perspectives on the origin of the floristic similarity between eastern Asia and eastern America. J Arnold Arbor Harv, **66**: 73—94

Timonen T, 1989. Synflorescence structure of *Schoenoxiphium lanceum* (Cyperaceae). Ann Bot Fennici, **26**: 319—342

Timonen T. 1985. Synflorescence morphology and anatomy in *Kobresia laxa* (Cyperaceae). Ann Bot Fennici, **22**: 153—171

附录 嵩草属(*Kobresia*, Cyperaceae)植物名录

APPENDIX An Enumeration of Genus *Kobresia* Willd.

(一)嵩草组 Sect. Kobresia

1. *Kobresia caricina* Willd. Sp. Pl. **4**: 206. 1805.产于我国西藏。分布喜马拉雅山地区、中亚、欧洲、西伯利亚、北美。海拔3700—5600m。
2. *Kobresia curticeps* (C. B. Clarke) Kükenth. in Engler, Pfl.-reich IV-20, Ht. **38**:47. 1909. ——*Carex curticeps* C. B. Clarke in Hook. f., Fl. Brit. Ind. **6**:729. 1894. var. *curticeps* 分布于东喜马拉雅地区。海拔3500—3700m。var. *gyrongensis* Y. C. Yang in Fl. Xizang. **5**: 391. 1976. 产西藏(吉隆)。海拔3000—3600m。
3. *Kobresia curvata* Kükenth. in Engler, Pfl.-reich IV-20, Ht. **38**: 48. 1909. 产于西藏。分布尼泊尔、锡金。海拔3700—4900m。
4. *Kobresia curvirostris* C. B. Clarke in Hook. f., Fl. Brit. Ind. **6**: 699. 1894. 分布于锡金。海拔3950m。
5. *Kobresia fragilis* C. B. Clarke in J. Linn. Soc. Bot. **36**: 267. 1903. 产于四川、云南、西藏。分布尼泊尔。海拔2700—4450m。
6. *Kobresia harae* Rajb. et Ohba in J. Jap. Bot. **62**: 193. 1987. 分布尼泊尔。海拔3400—3960m。
7. *Kobresia helanshanica* W. Z. Di et M. J. Zhong in Act. Bot. Bor.-Occ. Sinica, **5**(4): 311. 1985. 产于贺兰山。海拔2440—2900m。
8. *Kobresia kansuensis* Kükenth. in Act. Hort. Gothob. **5**: 38. 1930. 产甘肃、青海、四川、云南、西藏。海拔3000—4700m。
9. *Kobresia kobresioidea* (Kükenth.) Kern in Acta Bot. Neerl. **7**(5): 795. 1958. —— *Schoenoxiphium kobresioideum* Kükenth., Bull. Jard. Bot. Brzg **Ⅱ**, 16, 312. 1940. 分布苏门达腊岛。
10. *Kobresia laxa* Nees in Wight. Contrb. Bot. Ind. 119. 1834. 产于西藏。分布喜马拉雅山地区。海拔3400—3800m。
11. *Kobresia loliaceae* Wang et Tang ex P. C. Li in Acta Bot. Yunnanica, **12**(1): 13. 1990. 产于四川、云南。海拔3200m。
12. *Kobresia menyuanica* Y. C. Yang in Act. Biol. Plat. Sin. **2**: 3. 1984. 产于青海(门源)。
13. *Kobresia minshanica* Y. C. Yang in Act. Biol. Plat. Sin. **2**: 1. 1984. 产于甘肃、青海。
14. *Kobresia royleana* (Nees) Boeck. in Linnaea **39**: 8. 1875. ——*Trilepis royleana* Ness in Edingb. New Phil. J. **17**: 267. 1834. var. *royleana* 产于青海、四川、云南、西藏。分布土耳其、阿富汗、尼泊尔、锡金。海拔2800—5200m。var. *himalaica* Rajb. et Ohba in Ohba et Malla, The Himalayan Plants, **2**: 150. 1991. 分布尼泊尔。海拔3500—4600m。
15. *Kobresia sikkimensis* Kükenth. in Engler Pfl.-reich IV-20, Ht. **38**: 47. 1909. 分布于尼泊尔和锡金。海拔4600m。
16. *Kobresia stenocarpa* (Kar. et Kir.) Steud. Syn. Cyp. 246. 1855. ——*Elyna stenocarpa* Kar. et Kir. in Bull. Soc. Natur. Moscou, **15**: 526. 1842. 产甘肃、新疆。分布帕米尔、西伯利亚。海拔1730—3900m。
17. *Kobresia uncinoides* (Boott) C. B. Clarke in Hook. f., Fl. Brit. Ind. **6**: 698. 1894. ——*Carex uncinoides* Boott, Illstr. Carex **1**: 8, t. 23. 1858. 产于四川、云南、西藏。分布尼泊尔。海拔2700—4500m。
18. *Kobresia williamsii* T. Koyama in Bot. Mag. Tokyo **86**: 279. 1973. 分布于尼泊尔。海拔3600—4000m。

(二)穗状嵩草组 Sect. Elyna

19. *Kobresia bellardii* (All.) Degl. in Loisel. Fl. Gall. II 626. 1807. —— *Carex bellardii* All. Fl. Ped. **2**: 264. pl. 92, f. 2. 1785. 产东北、内蒙古、河北、山西、甘肃、青海、新疆、四川、云南、西藏。分布北美、欧洲、亚洲。海拔1700—4500m。
20. *Kobresia bistaminata* W. Z. Di et M. J. Zhong in Acta Bot. Bor.-Occ. Sin. **6**(4): 275. 1986. 产内蒙古(贺兰山)。海拔3200m。
21. *Kobresia burangensis* Y. C. Yang in Fl. Xizang. **5**: 374. 1987. 产西藏(普兰)。海拔5000m。
22. *Kobresia capillifolia* (Decne.) C. B. Clarke in J. Linn. Soc. Bot. **20**: **378**. **1884**. —— *Elyna capillifolia* Decne. Jacquem., **4** (Bot.): 173. t. 174. 1835-40. —— *Kobresia capilliformis* Ivan. in J. Bot. URSS. **24**: 484. 1939. 产

于河北、甘肃、青海、新疆、四川、西藏。分布印度、尼泊尔、巴基斯坦、中亚地区。海拔1200—4800m。

23. *Kobresia cuneata* Kükenth. in Acta Hort. Gothob. **5**: 39. 1930. 产于甘肃、青海、四川、云南、西藏。海拔3000—4750m。

24. *Kobresia daqingshanica* X. Y. Mao in Acta Sci. Nat. Univ. Intramongolicae, **19**(2): 341. 1988. 产于内蒙古(大青山)。海拔1800—2000m。

25. *Kobresia deasyi* C. B. Clarke in Kew Bull. **1808**: 68. 1809. —— *K. pamiroalaica* Ivan. in J. Bot. URSS. **24**: 481. 1939. —— *K. pamiralaica* Ivan. in Schreder, Fl. Uzbek, **1**: 347 & 540. 1941. 产西藏。分布阿富汗、帕米尔、尼泊尔。海拔4100—5600m。

26. *Kobresia duthiei* C. B. Clarke in Hook. f., Fl. Brit. Ind. **6**: 697. 1894. 产于西藏。分布尼泊尔。海拔3700—5700m。

27. *Kobresia filicina* C. B. Clarke in Hook. f., Fl. Brit. Ind. **6**: 698. 1894. 产于云南、西藏。海拔2900—4200m。

28. *Kobresia filifolia* (Turcz.) C. B. Clarke in J. Linn. Soc. **20**: 381. 1883. —— *K. gracilis* Meinsh. in Act. Hort. Petrop. **18**: 276. 1901. var. filifolia 产于内蒙古、河北、山西、甘肃、青海。分布蒙古、西伯利亚地区。海拔1700—2900m。var. *macroprophylla* Y. C. Yang in Act. Biol. Plat. Sin. **2**: 8. 1984. 产于青海。

29. *Kobresia gandakiensis* Rajb. et Ohba in Ohba et Malla, The Himalayan Plants. **2**: 132. 1991. 分布尼泊尔。海拔1200—2000m。

30. *Kobresia humilis* (C. A. Mey) Serg. in Komarov, Fl. URSS. **3**: 111. t. 19. f. 4. a-c. 1935. —— *Elyna humilis* C. A. Mey ex Trautv. in Acta Horti Petrop. **1**: 21. 1871. —— *Kobresia pusilla* Ivan. in J. Bot. URSS. **24**: 496. 1939. 产于河北、甘肃、青海、新疆、四川、西藏。分布帕米尔高原。海拔1300—5300m。

31. *Kobresia lacustris* P. C. Li in Act. Bot. Yunnanica, **12**(1): 14. 1990. 产四川。海拔4450m。

32. *Kobresia lepidochlamys* Wang et Tang ex P. C. Li in Acta Bot. Yunnanica, **12**(1): 15. 1990. 产于云南。海拔4300m。

33. *Kobresia littledalei* C. B. Clarke in Kew Bull. Add. Ser. **8**: 67. 1908. 产于青海、新疆、西藏。海拔3700—5200m。

34. *Kobresia maquensis* Y. C. Yang in Act. Biol. Plat. Sin. **2**: 4. 1984. 产于甘肃(玛曲)、四川(若尔盖)。

35. *Kobresia nitens* C. B. Clarke in J. Linn. Soc. Bot. **20**: 379, t. 30. f. 7. 1883. 西喜马拉雅地区的特有种。海拔5600m。

36. *Kobresia persica* Kükenth. et Borm. in Osterr. Bot. Zeitschr. **47**: 133. 1897. 产于西藏。分布帕米尔高原、高加索、中亚、小亚细亚、巴尔干半岛。海拔4400—5000m。

37. *Kobresia pinetorum* P. C. Li in Acta Bot. Yunnanica **12**(1): 14. 1990. 产于云南。海拔2600m。

38. *Kobresia robusta* Maxim. in Bull. Acad. St. Petersb. **29**: 218. 1883. 产于甘肃、青海、西藏。海拔2890—5300m。

39. *Kobresia schoenoides* (C. A. Mey.) Steud. Syn. Cyper. 246. 1855. —— *Elyna schoenoides* C. A. Mey. in Ledeb., Fl. Alt. **4**: 235. 1833. —— *Kobresia tibetica* Maxim. in Bull. Acad. St. Petersb. **29**: 219. 1883. 产于甘肃、青海、四川、西藏。分布喜马拉雅山地区至中亚至西伯利亚地区。海拔2550—4200m。

40. *Kobresia setchwanensis* Hand.-Mazz. Symb. Sin. **1**: 254. 1936. 产于青海、四川、云南、西藏。海拔2300—4600m。

41. *Kobresia yushuensis* Y. C. Yang in Act. Biol. Plat. Sin. **2**: 6. 1984. 产于青海。

(三)**异穗嵩草组** Sect. Hemicarex

42. *Kobresia angusta* C. B. Clarke in Hook. f. Fl. Brit. Ind. **6**: 695. 1894. 产于云南、西藏。分布锡金。海拔3200—3800m。

43. *Kobresia cercostachys* (Franch.) C. B. Clarke in J. Linn. Soc. Bot. **36**: 267. 1903. —— *Carex cercostachys* Franch. in Bull. Philom. Paris **8**: ser. **Ⅶ**. **27**. **1895**. var. *cercostachys* 产四川、云南、西藏。海拔**3700—4800***m*。var. *capillacea* P. C. Li in Acta Bot. Yunnanica, **12**(1): 17. 1990. 产西藏(米林)。海拔4200m。

44. *Kobresia esbirajbhandarii* Rajb. et Ohba in J. Jap. Bot. **62**: 259. 分布尼泊尔。海拔3970—4700m。

45. *Kobresia falcata* Wang et Tang ex P. C. Li in Acta Bot. Yunnanica, **12**(1): 18. 1990. 产于四川。

46. *Kobresia fissiglumis* C. B. Clarke in Hook. f. Fl. Brit. Ind. **6**: 696. 1894. 分布于尼泊尔。海拔3800m。

47. *Kobresia graminifolia* C. B. Clarke in J. Linn. Soc. Bot. **36**: 268. 1903. 产于陕西、甘肃、青海、四川。海拔3000—4700m。

48. *Kobresia inflata* P. C. Li in Acta Bot. Yunnanica, **12**(1): 16. 1990. 产于西藏、云南。海拔4500—4600m。

49. *Kobresia kanaii* Rajb. et Ohba in Ohba et Malla, The Himalayan Plants. **2**: 135. 1991. 分布尼泊尔。海拔4150—4800m。

50. *Kobresia longearistita* P. C. Li in Act. Bot. Yunnanica, **12**(1): 16. 1990. 产于四川。海拔3750m。

51. *Kobresia macrocarpa* Clokey in N. Am. Fl. **18**: 5. 1931. 分布于美国科罗拉多。海拔3590m。

52. *Kobresia mallae* Rajb. et Ohba in J. Jap. Bot. **62**: 257. 1987. 分布尼泊尔。海拔3550—4000m。

53. *Kobresia nepalensis* (Nees) Kükenth. in Engler Pfl.-reich IV-20, Ht. **38**: 40, f. g. 1909. —— *Uncinia nepalensis* Nees in Wight, Contrib. Bot. Ind. 129. 1834. —— *Kobresia vaginosa* C. B. Clarke in Hook. f. Fl. Brit. Ind. **6**:

659. 1894. 产于四川、云南、西藏。分布克什米尔地区至锡金。海拔3400—5700m。

54. *Kobresia prainii* Kükenth. in Bull. Herb. Boiss. 2. ser. 4. 1904. 产于四川、云南、西藏。海拔3800—5600m。

55. *Kobresia prattii* C. B. Clarke in J. Linn. Soc. Bot. **36**: 268. 1903. 产于甘肃、青海、四川、云南、西藏。海拔2900—4600m。

56. *Kobresia pygmaea* (C. B. Clarke) C. B. Clarke in Hook. f. Fl. Brit. Ind. **6**: 696. 1894. —— *Hemicarex pygmaea* C. B. Clarke in J. Linn. Soc. Bot. **20**: 383. 1883. var. *pygmaea* 产于河北、山西、甘肃、青海、四川、云南、西藏。分布喜马拉雅山地区。海拔1100—5600m var. *filiculmis* Kükenth. 产于四川、西藏。海拔3400—5400m。

57. *Kobresia seticulmis* Boeck. in Linnaea **39**: 3. 1875. —— *K. hookeri* C. B. Clarke in Hook. f., Fl. Brit. Ind. 6: 695. 1894. 产于四川、云南、西藏。分布喜马拉雅山地区。海拔2800—5600m。

58. *Kobresia squmaeformis* Y. C. Yang in Act. Biol. Plat. Sin. **2**: 9. 1984. 产甘肃(夏河)。海拔3300—3600m。

59. *Kobresia trinervis* Boeck. in Linnaea **39**: 4. 1875. 产于云南、西藏。分布尼泊尔、锡金。海拔2900—4600m。

60. *Kobresia vidua* (C. B. Clarke) Kükenth. in Engler Pfl.-reich IV-20, Ht. **38**: 40. 1909. —— *Carex vidua* Boott ex C. B. Clarke in Hook. f., Fl. Brit. Ind. **6**: 713. 1894. 分布于尼泊尔和锡金。海拔4400m。

61. *Kobresia yadongensis* Y. C. Yang in Fl. Xizang. **5**: 387. 1987. 产于西藏(亚东)。海拔4800m。

62. *Kobresia yangii* S. R. Zhang, nom. nov. ——*K. gracilis* Y. C. Yang in Act. Biol. Plat. Sin. **2**: 10. 1984, non. Meinsh. 1901. 产于四川。海拔3600—4300m。

(四)**大花嵩草组** Sect. Pseudokobresia

63. *Kobresia macrantha* Boeck. Cyper. Nov. **1**: 39. 1888. 产于甘肃、青海、四川、云南、西藏。分布于尼泊尔。海拔2500—6700m。

64. *Kobresia nudicarpa* (Y. C. Yang) S. R. Zhang, comb. nov. —— *Blysmocarex nudicarpa* Y. C. Yang in Acta Bot. Yunnanica, **4**(4): 325. 1982. 产于甘肃、青海、四川、西藏。海拔3300—4200m。